



Les spiking neurons : une leçon de la biologie pour le codage et le traitement des données

Frédéric Alexandre

► To cite this version:

Frédéric Alexandre. Les spiking neurons : une leçon de la biologie pour le codage et le traitement des données. Traitement et Analyse de l'Information Méthodes et Applications - TAIMA'05, Sep 2005, Hammamet/Tunisie. inria-00000506

HAL Id: inria-00000506

<https://inria.hal.science/inria-00000506>

Submitted on 25 Oct 2005

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les spiking neurons : une leçon de la biologie pour le codage et le traitement des données

Frédéric ALEXANDRE
LORIA-INRIA
BP 239
F-54506 Vandoeuvre
falex@loria.fr

Résumé: Des modèles fins du fonctionnement neuronal, les neurones impulsionnels ou *spiking neurons*, donnent lieu à la définition de modèles de calcul originaux permettant tout aussi bien l'étude de propriétés importantes du fonctionnement cérébral que la réalisation de traitements de données performants. Nous décrivons ici les principales caractéristiques de ces modèles impulsionnels et proposons un panorama de leurs cadres d'utilisation dans des perspectives biologiques et informatiques.

Mots clés : Neurones impulsionnels, calcul asynchrone, systèmes dynamiques.

Introduction

Partant d'un souhait initial de mieux comprendre le fonctionnement du cerveau, les réseaux de neurones artificiels sont une classe de modèles ayant eu un impact important sur le domaine du traitement et de l'analyse des données, l'inspiration biologique initiale n'ayant pas toujours été conservée dans les réalisations ultérieures. Les premiers modèles, fondés sur le neurone de McCulloch et Pitts, étaient fondés sur des sorties digitale et synchrones (neurones binaires). La seconde génération de modèles a défini des sorties analogiques et toujours synchrones, permettant des tâches plus complexes de régression et de classification probabiliste, comme illustré par le célèbre perceptron multi-couches. Nous voyons actuellement naître (ou renaître car là aussi les travaux fondateurs sont anciens) ce qui pourrait être la troisième génération de modèles (Maass, 1997), avec des neurones impulsionnels où le temps devient un élément explicite du modèle et l'activité est digitale et asynchrone. Nous décrivons les caractéristiques de ces modèles et leur intérêt potentiel.

1. Le neurone

A l'origine de cette famille de modèles, se trouve le souhait de décrire finement le fonctionnement du neurone, vu comme cellule élémentaire de traitement de l'information et de calcul dans le système nerveux. Il est classique, dans toute description fonctionnelle du neurone, de le décomposer en quatre modules, les dendrites qui recueillent l'activité des neurones afférents, le corps cellulaire qui intègre cette activité, l'axone qui transmet l'excitation éventuelle du neurone et les synapses qui assurent les connexions entre neurones par des mécanismes chimiques reposant sur l'envoi et la réception de neurotransmetteurs. Ici, il va s'agir de décrire finement le fonctionnement électrique du neurone en insistant sur quelques caractéristiques particulières.

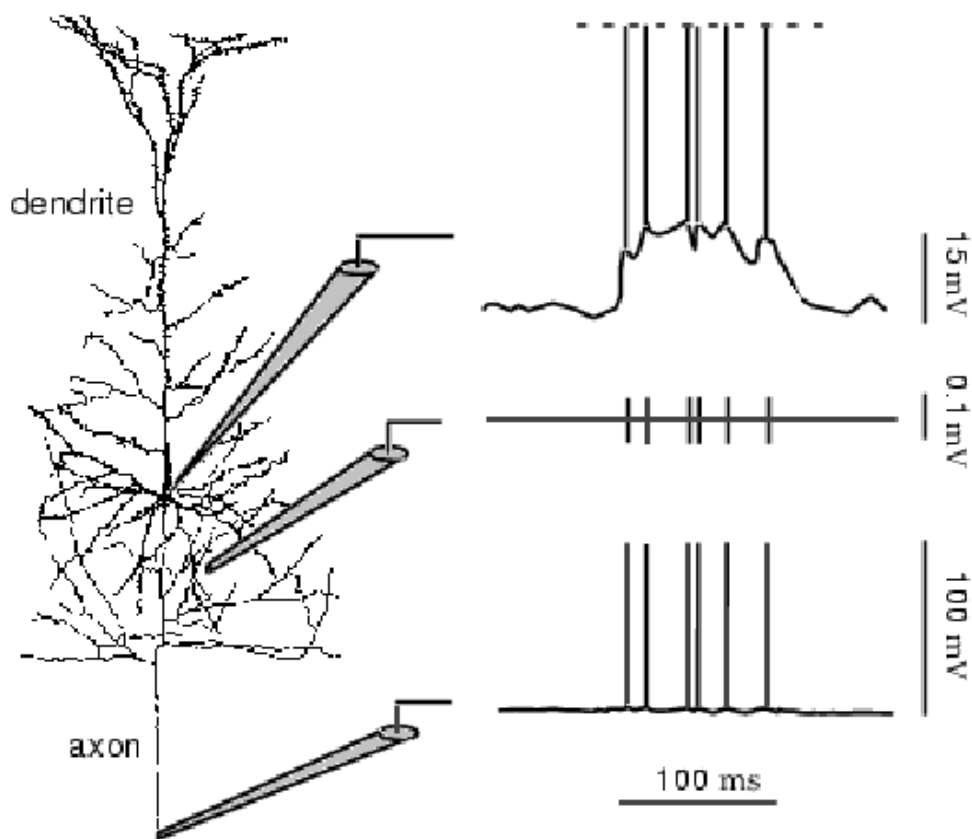


Fig. 1. Le neurone, ses composants et leur activité électrique. On notera en particulier en haut l'évolution du potentiel membranaire sous le seuil et l'émission de spikes, au milieu, des PSP d'amplitude plus faible et en bas, au niveau de l'axone, seuls les spikes sont visibles.

Au premier plan se trouve la différence de potentiel qui existe entre l'intérieur et l'extérieur du neurone, régulée par des canaux ioniques situés sur la membrane du neurone, qui déterminent des différences de concentration en certaines espèces ioniques de chaque côté de cette membrane. Lorsque le neurone est au repos, la différence de potentiel est de -70mV à l'intérieur de la cellule. Lorsque le neurone est soumis à des excitations, ce potentiel membranaire va évoluer progressivement (de façon relativement linéaire par rapport à cette excitation), jusqu'à un seuil au-delà duquel on va observer une variation soudaine et importante de ce potentiel. Cette phase de comportement non-linéaire va se traduire par une excitation du neurone qui va devenir actif et transmettre un potentiel d'action le long de son axone à destination des neurones efférents. Ce potentiel d'action ou *spike* est de courte durée (1ms) et de forme et d'amplitude invariable, même au cours de sa transmission le long de l'axone. Juste après cette émission, le potentiel retombe sous le niveau de repos (hyper-polarisation) et après une phase réfractaire où le neurone n'est plus excitable, il rejoint son niveau de repos et peut reprendre le cycle. C'est l'arrivée d'un potentiel d'action dans les terminaisons axonales qui est à l'origine de la libération de neurotransmetteurs dans la fente synaptique, qui seront recueillis par le neurone post-synaptique et produiront un potentiel post-synaptique (PSP) au niveau de la membrane dendritique post-synaptique. La nature inhibitrice ou excitatrice de la synapse permettra de distinguer entre potentiel post-synaptique inhibiteur ou excitateur (IPSP ou EPSP). Ce type de potentiel est de faible amplitude, relativement étendu dans le temps et retardé par rapport au temps de réception du spike.

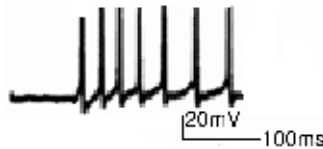


Fig. 2 : Quelques spikes. Noter la similarité des spikes ainsi que la période réfractaire après le spike.

2. Modèles de neurones impulsionnels

C'est l'ensemble de ces phénomènes électriques et leurs propriétés associées que l'on essaye de capturer dans les modèles de neurones impulsionnels, vus comme des systèmes dynamiques dont la variable d'état principal est le potentiel membranaire (V). La notion de courant (courant ionique, courant de fuite, courant d'entrée) est également souvent utilisée et liée au potentiel selon :

$$I_{type}(t) = G_{type} \cdot (V(t) - E_{type})$$

où G est la conductance et E le potentiel de référence, définis selon le type de courant.

Le modèle historique et central dans le domaine des neurones impulsionnels est celui qui a valu à ses auteurs, A. Hodgkin et A. Huxley, le prix Nobel en 1963 et qui a pour origine la description quantitative de la génération des potentiels d'action dans l'axone géant du calmar (Hodgkin et Huxley, 1952, voir aussi le chapitre 6 de Koch, 1999). Ils y décrivent l'évolution du potentiel membranaire en fonction de flux de courants électriques, correspondant à des courants ioniques (principalement sodium, I_{Na} , et potassium, I_K), un courant de fuite I_L (*Leak* en anglais) et le courant I rassemblant de façon générique l'ensemble des entrées synaptiques du neurone :

$$C \frac{dV}{dt} = I - I_{Na} - I_K - I_L$$

où C est la capacité de la membrane. En dehors de I qui dépend de l'excitation soumise au neurone, les autres courants ont une conductance qui dépend elle-même du potentiel membranaire et dont la dynamique peut être capturée par une équation différentielle linéaire, pour chaque conductance. C'est ainsi un système de quatre équations différentielles couplées qu'il faut manipuler pour utiliser le modèle de Hodgkin-Huxley.

Il convient tout d'abord de souligner l'excellent comportement prédictif de ce modèle, sous réserve d'avoir bien identifié la valeur des paramètres (qui sont des grandeurs physiques mesurable), et son application possible à de nombreux types de neurones. On notera également l'existence de modèles encore plus précis, décrivant en particulier la structure spatiale du neurone (on parlera alors de modèles à compartiments, par opposition aux modèles ponctuels, considérant le neurone comme un tout ; Segev et Burke, 1998).

Ce type de travaux vise à mieux comprendre des mécanismes fins et complexes dans les neurones isolés et on est clairement ici dans le domaine de la biologie théorique. Si on s'intéresse plutôt au pouvoir calculateur des neurones, la critique la plus courante portée au modèle de Hodgkin-Huxley est plutôt sa complexité et sa lourdeur de manipulation, qu'elle soit analytique ou calculatoire. Il existe en conséquence tout un courant de travaux visant à simplifier le modèle de Hodgkin-Huxley, tout en conservant le plus possible ses excellentes propriétés descriptives. On peut ainsi citer le modèle de Fitzhugh et Nagumo (défini dans les années 60 et décrit dans Rinzel et Ermentrout, 1998) qui réduit le modèle précédent à seulement deux équations différentielles en regroupant dans une même dynamique les événements ayant des constantes de temps similaires.

La classe de modèles qui va nous intéresser de façon centrale ici fait une simplification supplémentaire. Le potentiel d'action étant connu pour sa forme stéréotypée et sa rapidité, on ne va pas s'attacher à le décrire, mais l'assimiler à un événement instantané et décrire plutôt l'évolution du potentiel de membrane sous le seuil en ajoutant, quand ce seuil de déclenchement est atteint, l'apparition d'un événement « spike » et la réinitialisation du potentiel (en incluant éventuellement une période réfractaire). Un tel modèle hybride (dynamique continue et discontinuités temporelles) est connu sous le nom de Neurone Intègre-et-Tire (en anglais, *Integrate and Fire Neuron* ou I&F) et simplement décrit par l'équation :

$$C \frac{dV}{dt} = -\frac{V}{R} + I(t)$$

avec la condition : Si $V > \theta$, émission d'un spike et $V = V_r$ et I regroupant les entrées du neurone.

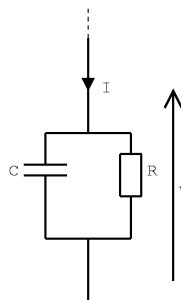


Fig. 3 : Circuit électrique équivalent au neurone I&F

Ce modèle extrêmement simple rend compte du comportement linéaire du neurone sous le seuil et de l'existence de non-linéarité lors du passage au seuil. Il sert également de base à de nombreux travaux permettant d'étudier certaines propriétés des neurones. Nous en citons quelques uns pour illustration. Ainsi, plusieurs travaux ont cherché à préciser la forme des potentiels post-synaptiques, en cherchant un compromis entre la fidélité de la forme par rapport à la réalité (mal connue sur ce point) et la complexité de la fonction qui la génère. On notera en particulier le formalisme SRM (Spike Response Model, Gerstner, 1995) qui utilise des noyaux génériques, allant du simple Dirac à l'exponentielle, en passant par les fonctions alpha.

Un intérêt de la simplification de la forme mathématique décrivant la dynamique du neurone est de donner un accès plus aisé à son étude analytique. C'est ainsi que l'on peut extraire formellement, pour

un courant d'entrée constant, la fréquence de décharge qui sera observée, permettant ainsi de se ramener au comportement fréquentiel du neurone qui est souvent observé en biologie (Rinzel et Ermentrout, 1998). Il est également possible de montrer que, si on ajoute une période réfractaire à la dynamique du neurone, la réponse fréquentielle devient logarithmique et bornée, même pour des courants d'entrée élevés, ce qui peut permettre d'expliquer les limites en fréquence observées chez le vivant (Tal et Schwartz, 1997). De la même façon, d'autres propriétés neuronales comme les phénomènes d'adaptation, de bouffées d'activité, de rebond post-inhibition, de synchronisation ou encore de plasticité synaptique ont pu être étudiées et des hypothèses très intéressantes ont pu être posées, sur la base du modèle de neurone I&F (Rochel, 2004).

3. Réseaux de neurones impulsionnels et applications

Si on cherche à simplifier ces modèles, c'est aussi pour pouvoir les simuler plus simplement et également en plus grand nombre. Nous parlons de la problématique de savoir calculer avec de tels neurones et de les mettre en réseau avant de lister quelques applications utilisant ces modèles.

La première question qui se pose est celle de la maîtrise du pouvoir calculatoire de telles unités binaires, où toute l'information est codée dans le pattern temporel de leur activation et dans leurs interconnexions. Il s'agit d'un mode de calcul original d'un point de vue informatique et ce sujet intéresse également les biologistes qui veulent comprendre le « code neuronal ». Deux stratégies de codage sont généralement décrites. Le codage fréquentiel propose de compter les spikes pour déterminer un niveau d'activité. Si on les compte dans le temps, sur un seul neurone, il faut attendre une durée assez longue avant d'avoir une estimation fiable, ce qui est souvent peu plausible biologiquement. Il est aussi possible de les compter dans l'espace, sur une population de neurones, ce qui donne un temps de calcul plus acceptable, au détriment de la taille du réseau. La seconde stratégie de codage repose sur le temps. Elle postule que l'information peut aussi être contenue dans la synchronisation entre des neurones ou entre un neurone et un autre signal physiologique. Ainsi, (Thorpe et al., 1996) souligne que la rapidité de traitement dans des tâches de discrimination visuelle implique que la décision se fait dès les tous premiers spikes et que seul un codage par phase, cad par retard relatif d'un neurone par rapport à d'autres peuvent expliquer ce type de performances.

Concernant la mise en œuvre de réseaux de tels neurones, (Rochel, 2004) donne une bonne description des méthodes et des supports de calcul utilisables. Mentionnons simplement ici la dualité entre une approche événementielle où l'on cherche, le plus souvent analytiquement, à déterminer la date du prochain événement dans le réseau et à s'y projeter directement, et une approche numérique où les équations différentielles sont approximées par des méthodes de calcul de type Runge-Kutta ou Euler.

La réalisation de réseaux de neurones à spikes répond à deux besoins. D'une part, la réalisation de réseaux simples permet d'étudier certaines propriétés collectives de ces neurones. D'autre part, des réseaux de taille importante sont également développés pour réaliser des applications. On se rapportera également à (Rochel, 2004) pour une liste des simulateurs disponibles pour implanter de tels réseaux.

Concernant le premier point, on peut citer des études sur les liens entre connectivité, topologie, temps de transmission et synchronisation, comme pour les Synfire Chains (Abeles, 2002) ou sur les liens entre la détermination des états stables de systèmes dynamiques et les capacités d'apprentissage et de mémorisation des réseaux correspondants (Amit et Brunel, 1997). Concernant le second point, citons l'utilisation de retards pour la reconnaissance de formes (Hopfield et Herz, 1995) ou de synchronisation pour la segmentation de scènes (Campbell et al., 1999). On peut également noter l'existence de modèles génériques de traitement de données comme la « Liquid State Machine » (Maass et al., 2002), où l'information est codée sous forme impulsienne puis projetée dans des espaces de dimension élevée pour faciliter la discrimination. Enfin, soulignons également l'existence de travaux tels que (Martinez, 2005), où des neurones impulsionnels sont utilisés pour parfaire la connaissance du vivant (ici, des hypothèses sur le fonctionnement du système olfactif de l'insecte) et pour développer des réalisations technologiques (un robot olfactif localisant et discriminant une cible).

Conclusion

Il convient tout d'abord de mentionner que la famille de modèles que nous avons présentée ici est en fait une extension des modèles neuronaux classiques dans la mesure où, si l'on cherche l'état stable des équations différentielles mentionnées ici, on retrouve les équations habituelles des neurones artificiels classiques. Par leur aspect dynamique, ces modèles sont plus coûteux, mais aussi plus délicats à simuler. Cependant, comme nous avons voulu le montrer ici, ils offrent des caractéristiques inédites et très puissantes en intégrant des propriétés nouvelles du fonctionnement neuronal et en particulier des caractéristiques de calcul temporel asynchrone qui permettent de nouvelles perspectives pour le traitement et l'analyse des données.

Références :

Abeles, M. (2002). Synfire Chains. *The handbook of brain theory and neural networks*, M. Arbib ed, MIT Press.

Amit, D. J., and Brunel, N. (1997). Dynamics of a recurrent network of spiking neurons before and following learning. *Network*, 8, 373.

Campbell, S. R., Wang, D. L. and Jayaprakash, C. (1999). Synchrony and desynchrony in integrate-and-fire oscillators. *Neural Computation*, 11, 1595-1619.

Gerstner, W. (1995). Time structure of the activity in neural network models. *Physical Review E*. 51, 1, 738-758.

Hodgkin, A. L. and Huxley, A. F. (1952). A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, 500-544.

Hopfield, J. and Herz, A. (1995). Rapid local synchronization of action potentials: toward computation with coupled integrate-and-fire neurons. *PNAS*, 92, 6655-6662.

Koch, C. (1999). *Biophysics of computation: Information processing in single neurons*. Oxford University Press, New-York.

Maass, W. (1997). Networks of spiking neurons: the third generation of neural network model. *Neural Networks*, 10, 1659-1671.

Maass, W., Natschlager, T., and Markram, H. (2002). Real-time computing without stable states: a new framework for neural computation based on perturbations. *Neural Computation*, 14, 1, 2531-2560.

Martinez, D. (2005). Oscillatory synchronization requires precise and balanced feedback inhibition in a model of the insect antennal lobe. *Neural Computation*, 17, 1-23.

Rinzel, J. and Ermentrout, B. (1998). Analysis of neural excitability and oscillations, In *Methods in neuronal modelling: from ions to networks*, 2nd edition, Koch and Segev eds., MIT Press.

Rochel, O. (2004). Une approche événementielle pour la modélisation et la simulation de réseaux de neurones impulsifs. *Thèse de l'Université Henri Poincaré, Nancy I*.

Segev, I. and Burke, R. E. (1998). Compartmental models of complex neurons, In *Methods in neuronal modelling: from ions to networks*, 2nd edition, Koch and Segev eds., MIT Press.

Tal, D., and Schwartz, E. L. (1997). Computing with the leaky integrate and fire neuron: logarithmic computation and multiplication. *Neural Computation*.

Thorpe, S., Fize, S., and Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Nature*, 381, 520-522.